Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart | 1. November 1966 | Nr. 165

Spinnenparasiten der Familie Acroceridae im Baltischen Bernstein

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 34 Abbildungen

Vorbemerkungen

Aus der Familie Acroceridae, die nach Schlinger (1960) etwa 350 rezente Arten umfaßt, sind bisher nur sehr wenige Fossilien beschrieben worden. Der Baltische Bernstein hat bisher nur eine Art geliefert, die von Meunier (1910: ohne Namen; 1912: *Eulonchiella eocenica*) beschrieben wurde. Meunier (1910) schreibt über die Herkunft des Exemplares, das seiner Beschreibung zugrunde lag, nur „de la collection de M. le Pr. Dr. R. Klebs, de Koenigsberg". Die Sammlung Klebs ist später, wie Andrée (1929, Bernstein-Forschungen 1, p. 166) berichtet, „durch Ankauf in den Besitz der Bernsteinsammlung der Albertus-Universität zu Königsberg i. Pr., Deutschland, übergegangen". In den Teilen dieser Sammlung, die den Krieg unversehrt überstanden haben, konnte ich die von Meunier beschriebene Art leider nicht finden. Aber Hull (1945, p. 324) berichtete: "I have recently seen a specimen of Cyrtid fly from the Bernstein fauna which also finds its nearest relative in Chile and South Africa." Auf meine Anfrage teilte mir Professor Frank M. Hull freundlicherweise mit, daß er dieses Tier vor dem Kriege in der Königsberger Sammlung ("collection at University of Königsberg") gesehen hat, und daß es die Nummer x 344 trug.

Leider hatte Meunier keine Nummer angegeben. Aber aus dem Vergleich der Zeichnungen und Notizen, die mir Professor Hull liebenswürdigerweise zur Verfügung stellte (siehe unten), mit den Angaben und Abbildungen Meuniers geht wohl eindeutig hervor, daß es der Holotypus von *Eulonchiella eocenica* war, den Professor Hull vor dem Kriege noch in Königsberg sah. Die Tatsache, daß er keinen Namen trug, erklärt sich leicht dadurch, daß Meunier die Art beschrieb, ohne ihr zunächst einen Namen zu geben. Den Namen *Eulonchiella eocenica* führte er erst später beiläufig ein, als er den Holotypus nicht mehr zur Verfügung hatte.

Ein bisher noch nicht bekanntes Exemplar, das einer anderen Unterfamilie angehört, fand ich in der Sammlung des Natur-Museums Senckenberg, Frankfurt am Main (siehe S. 18). Ein weiteres Exemplar, das als Vertreter einer 3. Art anzusehen ist, erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit von Dr. Sv. G. Larsson aus dem Zoologischen Museum der Universität Kopenhagen (siehe unten, S. 9).

Die von Scudder (1890, p. 563, Taf. 5, Fig. 5) aus dem Oligocän des White River, Colorado, beschriebene und abgebildete „*Acrocera hirsuta*" läßt sich leider nicht genauer deuten, so daß der Fund praktisch wertlos ist.

Verwandtschaftsbeziehungen und Alter der Familie

Leider sind die genaueren Verwandtschaftsbeziehungen der Acroceridae zu anderen Familien der Brachycera noch immer nicht bekannt. Hendel (1936/37) stellte sie, wie andere Autoren, zu den „Homoeodactyla". Aber diese Gruppe ist auf ein ursprüngliches Merkmal, die lappenförmige Ausbildung des Empodiums, begründet. Die Über-

einstimmung der in ihr zusammengefaßten Familien beruht auf Symplesiomorphie, und es besteht daher der Verdacht, daß die „Homoeodactyla" eine paraphyletische Gruppe sind.

Edwards (1930) hat wohl zuerst die Vermutung ausgesprochen, daß die 3 parasitischen „Familien" Acroceridae, Nemestrinidae und Bombyliidae nahe miteinander verwandt sind. Er weist vor allem darauf hin, daß eine Hypermetamorphose nur bei diesen 3 Familien, sonst aber nirgends bei Dipteren vorkommt. Crampton (1942) ist Edwards' Auffassung gefolgt, und auch ich habe (1954) einige Gründe aufgeführt, die dafür sprechen könnten.

Schlinger (1960) spricht die Ansicht aus, daß die Acroceridae mit den Tabanidae am nächsten verwandt sind, gibt aber keinerlei Gründe an.

Rohdendorf (1964) vereinigte die Acroceridae mit den Stratiomyiidae in einer Überfamilie „Stratiomyiidea". Als Merkmale dieser Überfamilie nennt er die Prosternalbrücke (eine feste chitinöse Verbindung von Prosternum und Propleura) und das Pharyngealskelett der Larven. Ein solches Pharyngealskelett ist aber bisher nur bei den Stratiomyiidae nachgewiesen. Die Prosternalbrücke ist an sich wohl ein übereinstimmendes abgeleitetes Merkmal. Ob sie aber als synapomorphes Merkmal der Stratiomyiidae und Acroceridae gedeutet werden darf, ist fraglich. Wir wissen heute, daß sie bei Dipteren sehr häufig auftritt. Sie könnte also sehr wohl auch bei den Stratiomyiidae und Acroceridae konvergent entstanden sein. Auch die Möglichkeit, daß die Prosternalbrücke sekundär verlorengehen kann, ist nicht ganz von der Hand zu weisen. Es wäre denkbar, daß sie ursprünglich bei den niederen Brachyceren weiter verbreitet, aber nur bei den Stratiomyiidae und Acroceridae (aus dem Kreise der hier in Betracht gezogenen Familien) erhalten geblieben ist. Die Entscheidung kann nur eine sorgfältige vergleichend-morphologische Untersuchung des Thorax bringen.

Eine besondere Beachtung bei der Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen verdienen auch die Fühler. Die Acroceridae haben nur 3 Fühlerglieder. Zur Ausbildung scheinbar dreigliedriger Fühler ist es bei den Dipteren mehrfach durch Konvergenz gekommen. Bei den Stratiomyiidae und ähnlich auch bei den Tabanidae wird das scheinbare 3. Fühlerglied, wo ein solches vorhanden ist, durch die Verschmelzung mehrerer Geißelglieder gebildet, deren Grenzen noch mehr oder weniger deutlich erkennbar sind. Bei anderen Familien, z. B. bei den Nemestrinidae und Bombyliidae, ist das mehr oder weniger auffällig entwickelte 3. Glied einheitlich. Die folgenden Geißelglieder bilden einen deutlich von ihm abgesetzten Endgriffel oder eine Endborste oder sie sind vollständig reduziert.

Bei den Acroceridae sind weder Spuren eines Endgriffels noch Anzeichen dafür zu entdecken, daß das 3. Fühlerglied etwa aus mehreren Geißelgliedern verschmolzen ist. Das würde dafür sprechen, daß alle Geißelglieder außer dem ersten (dem „3. Fühlerglied") reduziert worden sind wie z. B. bei den Omphralidae und manchen Bombyliidae. Wenn diese Vermutung zutrifft, könnte man daraus eher einen Hinweis auf eine Verwandtschaft der Acroceridae mit den Nemestrinidae und Bombyliidae als mit den Stratiomyiidae oder Tabanidae ableiten.

Als Stammgruppe der Acroceridae sind von Rohdendorf (1964) die „Protocyrtidae" (mit der einzigen Art *Protocyrtus jurassicus* Rohdendorf 1938) aus dem oberen Jura (Malm nach Rohdendorf 1962; ursprünglich als unterer Dogger angesprochen) bezeichnet worden. Ich habe mich (1954) gegen diese Deutung kritisch ausgesprochen. Rohdendorf (1962) nimmt davon aber keine Notiz, und auch Schlinger (1961) nennt ohne Einschränkung *Protocyrtus* den ältesten bekannten Vertreter der Gruppe.

Das einzige, was in Rohdendorfs (1938) Beschreibung und Abbildung von *Protocyrtus jurassicus* für deren Verwandtschaft mit den rezenten Acroceridae sprechen könnte, sind die Fühler. Sie können wegen der Länge und Breite des 3. Fühlergliedes nur mit denen der Panopinae verglichen werden. Wahrscheinlich besitzen einige Panopinae (Abb. 1) wirklich die ursprünglichsten Fühler unter allen rezenten Acroceridae.

Die Übereinstimmung zwischen *Protocyrtus* und den rezenten Panopinae wäre dann als Symplesiomorphie zu deuten, die an sich nicht ausschließt, daß *Protocyrtus* in die Stammgruppe aller rezenten Acroceridae (oder selbst zu den Panopinae) gehören könnte. Auch die sehr kleinen Augen und die infolgedessen breiten Backen würden nicht dagegen sprechen. *Protocyrtus* wäre darin allerdings ursprünglicher als alle rezenten Acroceridae.

Entschieden gegen eine Verwandtschaft spricht aber das Flügelgeäder. Die Acroceridae besitzen im Vergleich zu denjenigen Familien, die allenfalls als Schwestergruppe in Frage kommen, im Flügelgeäder 3 eindeutig abgeleitete Merkmale:

1. Die doppelte Queraderverbindung zwischen dem hinteren Ast des Radialsektors und der Media.
2. Die geschlossene Analzelle (gemeinsame Mündung von cu_{1b} und 1a).
3. Die geschlossene Zelle M_3 (gemeinsame Mündung von m_3 und m_4).

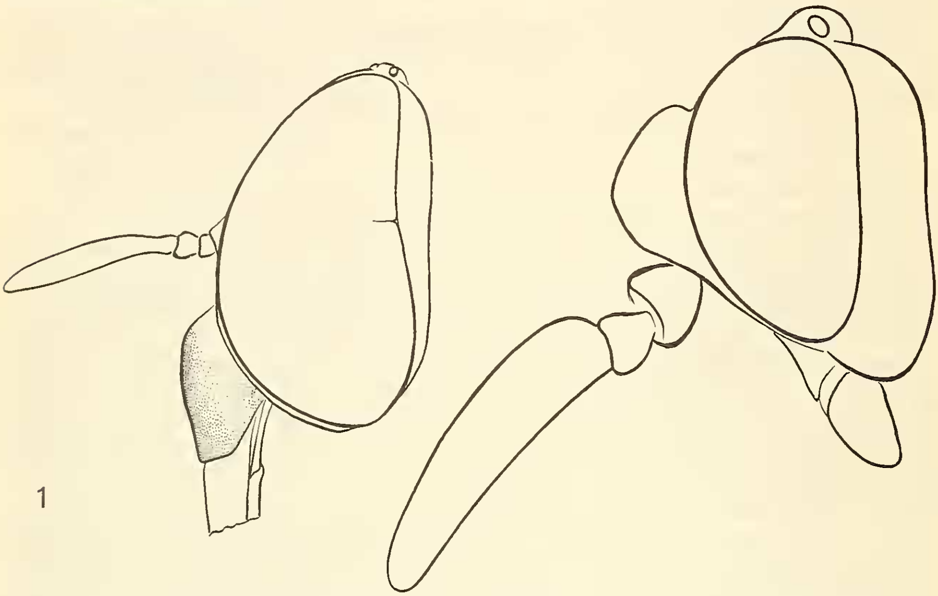
Das zuerst genannte Merkmal ist für die Acroceridae charakteristisch. Es gehört zum Grundplan nur dieser einen Gruppe. Die beiden anderen Merkmale kommen auch im Grundplan anderer Familien vor (Merkmal 3: Nemestrinidae und Bombyliidae; bei diesen allerdings weitergebildet zum völligen Verlust von m_3; Merkmal 2: Stratiomyiidae, die nach Rohdendorf mit den Acroceridae am nächsten verwandt sein sollen, aber auch bei den Therevidae und Omphralidae). Die Frage, ob diese beiden Merkmale bereits von Stammformen übernommen wurden, aus denen außer den Acroceridae noch andere Familien hervorgegangen sind, oder ob sie von den Acroceridae selbständig entwickelt wurden (Konvergenz zu anderen Familien!) ist ungeklärt. Sicher aber ist, daß bei *Protocyrtus* keines der 3 abgeleiteten Merkmale erkennbar ist. Zwar gibt es auch unter den rezenten Acroceridae zahlreiche Gattungen mit, bezogen auf den Grundplan, stark abgeleitetem (reduziertem) Geäder, das mehr oder weniger gut mit dem von *Protocyrtus* übereinstimmt. Rohdendorf vergleicht den Flügel dieser fossilen Gattung vor allem mit dem der rezenten Gattung *Corononcodes* (Panopinae; vgl. Sack 1936, Taf. III, Fig. 23). Aber nähere Verwandtschaft zwischen *Protocyrtus* und bestimmten (*Corononcodes* oder anderen) rezenten Gattungen der Acroceridae ist wegen des Kopfbaues sehr unwahrscheinlich. Wenn man trotz des Fehlens positiver Gründe *Protocyrtus* in die Stammgruppe der Acroceridae stellen wollte, weil die Möglichkeit, das zu tun, nicht ausgeschlossen werden kann, dann müßte man bei ihr in der Reduktion des Flügelgeäders frühe Konvergenz zu rezenten Gattungen dieser Familie annehmen. Derartige ad hoc erdachte Hypothesen sind jedoch wertlos.

Es ist keineswegs ausgeschlossen, daß die Acroceridae bereits im Jura als selbständige Gruppe existiert haben. Beweisen läßt sich das aber nicht, auch nicht mit Hilfe von *Protocyrtus*. Nach sorgfältiger Abwägung aller Möglichkeiten, die auf Grund der von Rohdendorf beschriebenen und abgebildeten Merkmale denkbar wären, muß ich nach wie vor *Protocyrtus* für eine ungedeutete und bis jetzt undeutbare Form halten. Die Form der Fühler, die oben mit denen der Panopinae verglichen wurden, stimmt übrigens ebensogut mit derjenigen der Omphralidae überein. Rohdendorf selbst weist schon auf eine gewisse Ähnlichkeit hin, die im Bau des Kopfes zwischen *Protocyrtus* und den von ihm ebenfalls aus dem Jura beschriebenen „Protomphralidae" besteht. Möglicherweise gehört *Protocyrtus* wirklich in diese Gruppe, deren Beziehungen zu den rezenten Omphralidae aber hier nicht zur Debatte stehen.

Systematische Gliederung (monophyletische Teilgruppen)

Allgemein werden heute bei den Acroceridae 3 „Unterfamilien" unterschieden: Panopinae, Philopotinae und Acrocerinae. Da Schlinger (1960) wenigstens für die beiden zuerst genannten abgeleitete Merkmale angibt, ist es wahrscheinlich, daß wenigstens diese monophyletische Gruppen sind, und mindestens für die Hauptmasse der Acrocerinae gilt das sicherlich auch (siehe unten).

Die Panopinae sind nach SCHLINGER (1960) dadurch ausgezeichnet, daß ihre Tibien außen zu einem spitzen Sporn ausgezogen sind. Es gibt keine Anzeichen dafür, daß dieser Sporn bei den beiden anderen Unterfamilien etwa sekundär zurückgebildet wurde, und deshalb kann dieses Merkmal wohl als Indiz für die Monophylie der Panopinae angesehen werden.



1 2

Abb. 1—2. Kopfprofil von *Lasia* spec. (1) und *Ocnaea* spec. (2). Unterfamilie Panopinae.

Das am häufigsten angegebene diagnostische Merkmal der Gruppe, der Bau der Fühler, ist dagegen wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal (bezogen auf den Grundplan der Acroceridae). Das dürfte wenigstens im allgemeinen für die Größe der Fühler und im besonderen dafür gelten, daß der Endabschnitt des 3. Gliedes nicht zu einem Griffel oder einer Borste verschmälert ist (Abb. 1). Ein abgeleitetes Merkmal ist dagegen sicherlich die in manchen Fällen fast monströs zu nennende Vergrößerung und Verbreiterung des 3. Fühlergliedes (Abb. 2). Leider ist nicht genauer bekannt, welche Ausbildungsform der Fühler man für die Acroceridae (und für die Panopinae im besonderen) als ursprünglich ansehen muß.

Fossilienfunde liegen aus dieser Gruppe (Panopinae) nicht vor. MEUNIER hat zwar die von ihm aus dem Baltischen Bernstein beschriebene (1910), später *Eulonchiella eocenica* (MEUNIER 1912) genannte Art mit der nordamerikanischen Gattung *Eulonchus* verglichen, die zu den Panopinae gehört. Seine Abbildungen der Fühler und des Flügelgeäders zeigen aber, daß die Art zu den Philopotinae gehört.

Das Verbreitungsbild der ziemlich umfangreichen Gruppe und die Verwandtschaftsbeziehungen der in ihr vereinigten Gattungen (20 Gattungen nach SCHLINGER 1960) sind noch ziemlich undurchsichtig. Das Vorkommen einiger vielleicht ursprünglicher Gattungen *(Panops, Leucopsina)* in Australien spricht aber dafür, daß auch die Panopinae wie die beiden anderen „Unterfamilien" bereits in der oberen Kreide als selbständige Gruppen existiert haben.

Die Philopotinae sind durch die mächtig entwickelten Prothorakallappen, die in der Mittellinie des Rückens zusammenstoßen, als monophyletische Gruppe gut begründet. Auch im Flügelgeäder besitzen sie einige abgeleitete Grundplanmerkmale:

1. Hinterer Ast des Radialsektors einästig (r_4 fehlt)
2. m_3 fehlt
3. Abschlußquerader (tb) der hinteren Basalzelle fehlt: m_4 in breitem Kontakt mit der Diskoidalzelle.
4. Analzelle kurz: cu_{1b} kurz und fast senkrecht auf 1a stehend.

Dazu kommt die sehr charakteristische allgemeine Körperform.

Im Bau der Fühler stimmen die Philopotinae mit den Acrocerinae überein: Bei beiden Unterfamilien sind die Fühler sehr klein, und das 3. Fühlerglied ist im Endabschnitt stylus- oder borstenartig verschmälert wie bei manchen Bombyliidae (z. B. *Petrorossia).* Das spricht dafür, daß die Philopotinae und Acrocerinae zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, der die Panopinae als Schwestergruppe gegenüberzustellen sind. Ob auch zwischen den Philopotinae und Acrocerinae ein Schwestergruppenverhältnis besteht, ist noch etwas fraglich. Zwar sind die Philopotinae als monophyletische Gruppe durch die oben angeführten abgeleiteten Merkmale gut begründet. Die Acrocerinae aber sind nur dadurch ausgezeichnet, daß ihnen die abgeleiteten Merkmale der Philopotinae fehlen. Es wäre also nicht ausgeschlossen, daß die eine oder andere Teilgruppe der Acrocerinae mit den Philopotinae näher verwandt ist als die anderen.

Innerhalb der Philopotinae, zu denen nur etwa 45 rezente Arten gehören, gibt es eine Gruppe von Gattungen (*Helle:* Neuseeland; *Megalybus:* Chile; *Dimacrocolus, Parahelle* und *Thyllis:* Madagaskar und Südafrika [Abb. 3]), die in der Ursprünglichkeit ihres Flügelgeäders nicht vom Grundplan der Philopotinae abweichen. Schlinger (1961) hält die Gattungen *Helle, Megalybus* und *Parahelle* für Glieder einer monophyletischen Gruppe („*Megalybus* evolutionary branch") und nimmt an, daß diese letzten Endes aus dem Norden während der oberen Kreidezeit in ihre heutigen Verbreitungsgebiete auf den Südkontinenten gekommen ist.

Dieses Bild ist wohl in seinen Grundzügen zutreffend, aber wahrscheinlich unvollständig. Es liegt doch nahe, anzunehmen, daß die 3 afrikanisch-madagassischen Gattungen *Parahelle* (Madagaskar), *Dimacrocolus* (Madagaskar) und *Thyllis* (Madagaskar und Südafrika) am nächsten miteinander verwandt sind. Die Annahme, daß *Parahelle* (Madagaskar) mit *Helle* (Neuseeland) bzw. *Helle* und *Megalybus* (Chile) näher verwandt ist als mit den im gleichen Gebiet (Afrika-Madagaskar) verbreiteten Gattungen *Dimacrocolus* und *Thyllis,* kann nicht mit dem Hinweis auf allgemeine Ähnlichkeiten begründet werden, denn diese können auf Symplesiomorphie beruhen. Nur eine sorgfältige Analyse der „Heterobathmie der Merkmale" (siehe Hennig 1965 a) kann hier Aufklärung bringen.

Eine 2., sicher monophyletische, Teilgruppe der Philopotinae bilden die Gattungen *Philopota* und *Terphis.* Sie haben ein stark abgeleitetes Flügelgeäder, das aber ohne Schwierigkeiten aus dem der 1. Gruppe abgeleitet werden kann (vgl. Abb. 8—10 mit Abb. 7). Die Gattung *Philopota* ist mit etwa 15 Arten im tropischen Süd- und Mittelamerika und mit etwa 8 Arten in Ostasien (Formosa, China, Korea, Japan), Nordindien und im östlichen Mittelmeergebiet verbreitet. Die Gattung *Terphis,* mit 1 Art aus Südbrasilien und 2 Arten aus der äthiopischen Region (Kongo, Kap) bekannt, ist durch die Reduktion des Rüssels ausgezeichnet. Sie wird von Edwards (1930) als „an offshoot of *Philopota*" bezeichnet (Abb. 4). Wenn auch keine Gründe für die Annahme vorliegen, daß die südamerikanische und die äthiopische Artengruppe von *Terphis* unabhängig „aus der Gattung *Philopota*" entstanden sind, so bestehen zwischen ihnen nach Schlinger (1960) doch beträchtliche Unterschiede.

Da von den beiden erwähnten Teilgruppen der Philopotinae als monophyletisch wohl die zuletzt (*Philopota-Terphis*-Gruppe), nicht aber die zuerst (*Helle-Thyllis*-Gruppe) genannte Gattungsgruppe angesehen werden kann, ist es nicht ohne weiteres möglich, sie einander als Schwestergruppen gegenüberzustellen. Es ist durchaus denkbar, daß die *Philopota-Terphis*-Gruppe mit e i n e m der geographisch getrennten Gattungskomplexe der *Helle-Thyllis*-Gruppe näher verwandt ist als mit anderen.

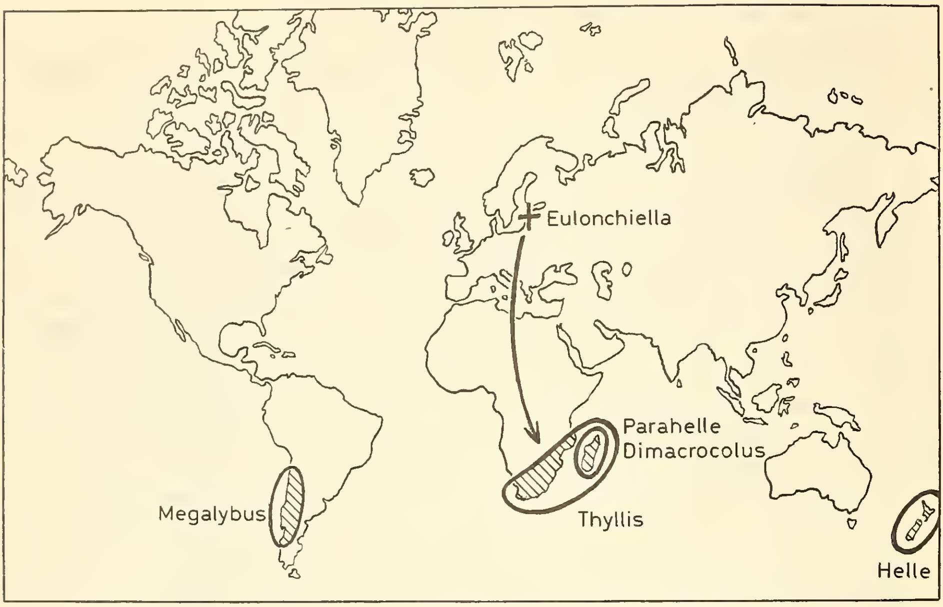


Abb. 3. Geographische Verbreitung der *Helle-Thyllis*-Gruppe der Unterfamilie Philopotinae. Die Monophylie dieser Gruppe ist bisher nicht erwiesen (siehe Text S. 5). Sicher begründet ist die Annahme engerer Verwandtschaftsbeziehungen der Bernstein-Gattung *Eulonchiella* zu der rezenten Gattung *Thyllis* (Pfeil!).

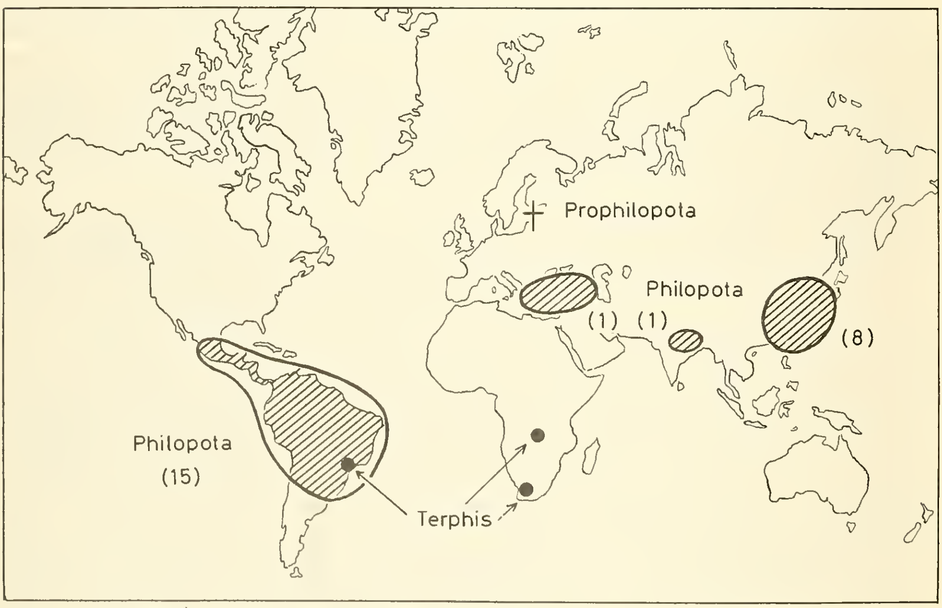


Abb. 4. Geographische Verbreitung der Gattungen *Philopota*, *Terphis* und *Prophilopota* (Bernstein): Unterfamilie Philopotinae. Die Zahl der Arten ist in einigen Gebieten (besonders in Südamerika) vielleicht wesentlich größer als bisher bekannt. Eine neuere Bearbeitung liegt nicht vor. Die in Klammern angegebenen Artenzahlen sind also durchaus provisorisch.

Die Aufklärung dieser Frage wäre wichtig für die Beurteilung der phylogenetischen Stellung von *Eulonchiella eocenica* aus dem Baltischen Bernstein. MEUNIER hatte diese Art mit der nordamerikanischen Gattung *Eulonchus* verglichen, ohne sie aber einer der rezenten Subfamilien zuzuweisen. *Eulonchus* gehört zu den Panopinae. Zu dieser Unterfamilie kann aber, wie MEUNIERS Abbildung der Fühler beweist, *Eulonchiella* nicht gehören. In der Ausbildung des Flügelgeäders (Abb. 6) stimmt diese Gattung mit der *Helle-Thyllis*-Gruppe der Philopotinae genau überein. Auch das Vorhandensein eines ziemlich langen Rüssels („pipette un peu plus longue que le thorax") weist auf die Philopotinae. Bei den Acrocerinae, an die man nach der Ausbildung der Fühler ebenfalls denken könnte, hat nur *Psilodera* einen ähnlichen Rüssel. Aber das Flügelgeäder dieser Gattung sieht ganz anders aus.

Obwohl MEUNIER das auffälligste abgeleitete Merkmal der Philopotinae, die in der dorsalen Mittellinie zusammenstoßenden Prothorakallappen, nicht erwähnt, halte ich es für so gut wie sicher, daß *Eulonchiella* zu dieser Unterfamilie gehört.

Wenn Professor HULL, wie ich vermute (siehe S. 1), den Holotypus von *Eulonchiella eocenica* noch vor dem Kriege in Königsberg gesehen hat, dann spricht seine Annahme, daß das von ihm untersuchte Tier mit der rezenten Gattung *Thyllis* nahe verwandt war, entschieden dafür, daß wenigstens die für die Philopotinae charakteristischen Merkmale vorhanden waren. Auch aus seiner Zeichnung (Abb. 5) scheint hervorzugehen, daß die Prothorakallappen in der für diese Unterfamilie typischen Weise entwickelt waren. HULL gibt weiterhin durch die Angabe „the eyes meet below the antennae" eine wichtige Ergänzung zu MEUNIER. Dieser Autor schrieb nur „Yeux réunis sur le front". Wahrscheinlich hat er den Verlauf der Augenränder unterhalb der Fühler nicht beachtet.

Von Bedeutung ist es wahrscheinlich, daß bei 3 Gattungen *(Dimacrocolus, Helle* und *Megalybus)* Maxillarpalpen vorhanden sind und daß bei denselben Gattungen auch die Augen unterhalb der Fühler nicht zusammenstoßen. Wahrscheinlich sind beides ursprüngliche Merkmale. Auf jeden Fall gilt das Vorhandensein der Maxillarpalpen.

Bei *Parahelle* und *Thyllis* fehlen die Maxillarpalpen, und die Augen stoßen unterhalb der Fühler zusammen. Mindestens das zuletzt genannte Merkmal besitzt auch *Eulonchiella* (nach HULL). Sie stimmt mit *Thyllis* auch in der Behaarung der Augen (nach MEUNIER) überein. Bei *Parahelle* sind die Augen dagegen nackt.

Somit spricht alles dafür, daß *Eulonchiella* tatsächlich mit der rezenten südafrikanisch-madagassischen Gattung *Thyllis* am nächsten verwandt ist. Unterschiede lassen sich nicht angeben.

Dieses Ergebnis ist nicht nur tiergeographisch interessant (Abb. 3). Es zeigt auch, daß die Philopotinae zur Bernsteinzeit bereits in mehrere Teilgruppen aufgespalten waren, denn einige rezente Gattungen (*Dimacrocolus, Helle, Megalybus* und wohl auch die *Philopota-Terphis*-Gruppe) besitzen noch ursprünglichere Merkmale als *Eulonchiella* und *Thyllis*.

Eulonchiella eocenica Meunier (Abb. 3, 5, 6)

1910 MEUNIER, Bull. Soc. Ent. France (1910), p. 177—179, Fig. 1, 2 (Fühler, Flügel): unbenannt.
1912 MEUNIER, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 36, p. 177.

Professor FRANK M. HULL gibt dazu, offenbar nach dem inzwischen verschollenen Holotypus (siehe S. 1), die folgenden Bemerkungen: „Length of body 3.3 mm; of wing 3.33 mm. Thorax, abdomen and legs all black. The eyes meet below the antennae! ? *Thyllis*."

Ich hatte meine Übersicht über die aus dem Baltischen Bernstein bekannten Acroceridae bereits abgeschlossen, als ich durch einen glücklichen Zufall von Herrn Dr. Sv. G. LARSSON aus der Bernsteinsammlung des Zoologischen Museums der Universität Kopenhagen ein weiteres Exemplar erhielt, das ebenfalls in die Unterfamilie Philopotinae gehört, aber zweifellos nicht mit *Eulonchiella eocenica* identisch ist. An der

Zugehörigkeit dieser neuen Art, die im folgenden unter dem Namen *Prophilopota succinea* beschrieben ist, zur *Philopota-Terphis*-Gruppe der Philopotinae bestehen keinerlei Zweifel. Die Gruppe unterscheidet sich von der *Helle-Thyllis*-Gruppe (vgl. Abb. 7) durch das stark abgeleitete Flügelgeäder (Abb. 8—10), das bei der im Bernstein gefundenen Art kaum von dem der rezenten Arten abweicht. Die Art aus dem Bernstein bestätigt daher in glücklicher Weise die bereits auf Grund des Fundes von *Eulonchiella* aufgestellte Vermutung, daß die Philopotinae zur Bernsteinzeit schon in mehrere Teilgruppen aufgespalten waren. Auf jeden Fall erweist sie die selbständige Existenz der *Philopota-Terphis*-Gruppe zur Bernsteinzeit.

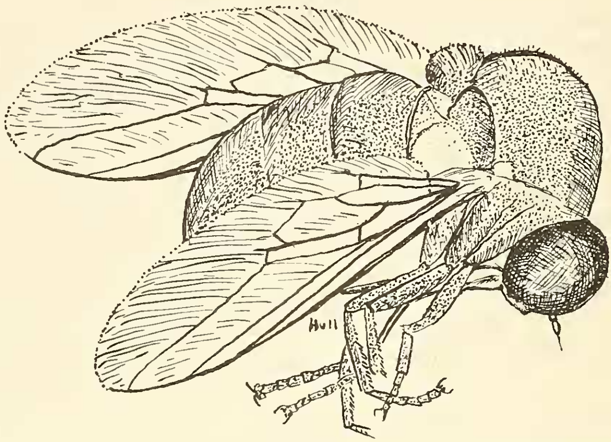


Abb. 5. Habitus von *Eulonchiella eocenica* Meunier. Originalzeichnung von Professor Frank M. Hull; wahrscheinlich nach dem Holotypus (siehe dazu S. 1).

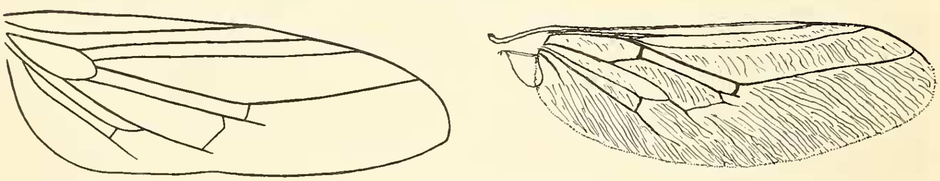


Abb. 6. Flügel von *Eulonchiella eocenica* Meunier. Links: nach Meunier 1910; rechts: Originalzeichnung von Professor Frank M. Hull; wahrscheinlich nach dem Holotypus (siehe dazu S. 1).

Leider lassen sich die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Bernsteinart zu den rezenten Arten dieser Gruppe nicht mit der gleichen Sicherheit feststellen wie ihre Zugehörigkeit zu dieser Gruppe im allgemeinen. Das liegt vor allem daran, daß die *Philopota-Terphis*-Gruppe bisher keine moderne Bearbeitung erfahren hat. Man unterscheidet zur Zeit 2 Gattungen: *Philopota* und *Terphis*. Die zuletzt genannte Gattung unterscheidet sich von *Philopota*, soweit bisher bekannt, nur durch abgeleitete Merkmale, vor allem durch die Reduktion der Mundwerkzeuge, während für *Philopota* bisher keine im Vergleich zu *Terphis* abgeleiteten Merkmale angegeben worden sind. Es läßt sich daher bis jetzt nicht entscheiden, ob zwischen den beiden Gattungen ein Schwestergruppenverhältnis besteht oder ob etwa e i n e Teilgruppe von *Philopota* mit *Terphis* näher verwandt ist als die anderen. Die Tatsache, daß die im Bernstein gefundene Art die (bisher gültigen) diagnostischen Merkmale der Gattung *Philopota* zeigt, will daher nichts besagen. Wir müssen diese Merkmale auch bei den gemeinsamen Vorfahren der beiden rezenten Gattungen *Philopota* und *Terphis* voraussetzen.

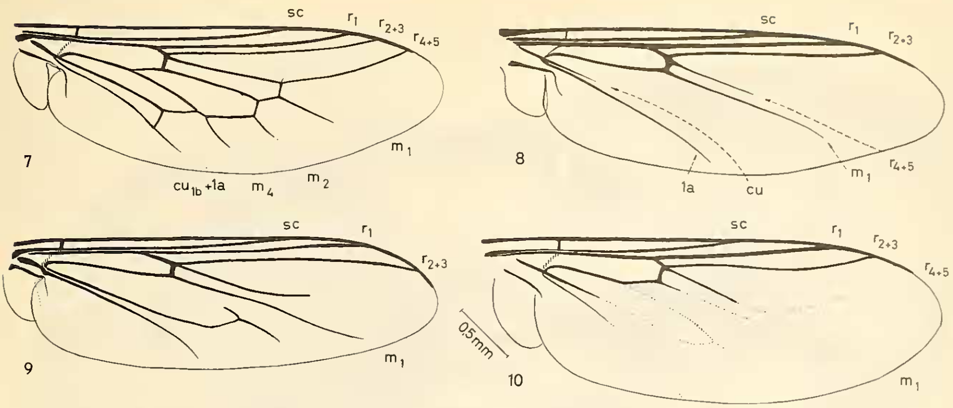


Abb. 7—10. Flügel von *Thyllis crassa* Fabr. (7: Südafrika), *Philopota aenea* Bigot (8: Formosa), *Philopota* spec. (9: Südbrasilien) und *Prophilopota succinea* n. sp. (10: Holotypus, Balt. Bernstein). Die in Abb. 10 punktiert gezeichneten Aderzüge sind zum Teil erst während der Bearbeitung nacheinander sichtbar geworden dadurch, daß sich eine begrenzte Luftschicht unter dem Flügel bei der Erwärmung verschoben hat. An sich ist der Flügel auch an den punktierten Stellen glasklar durchsichtig, ohne bräunlich gefärbte Adern wie in der Nähe des Vorderrandes.

Für die Prüfung der Frage, ob die Bernsteinart in die Stammgruppe der rezenten *Philopota-Terphis*-Gruppe gehört oder ob sie mit einer rezenten Teilgruppe dieses Artenkomplexes näher verwandt ist, müßte man feststellen, ob sie in einigen Merkmalen ursprünglicher ist als alle rezenten Arten oder ob sie abgeleitete Merkmale besitzt, in denen sie nur mit einigen rezenten Arten übereinstimmt. Leider ist ein solcher Vergleich der Merkmale zur Zeit nicht befriedigend durchführbar, weil, wie gesagt, keine moderne Bearbeitung der Gruppe vorliegt und weil die Seltenheit der Arten in den Sammlungen eine unmittelbar vergleichende Untersuchung nicht zuläßt. Mir liegt außer den Literaturangaben nur ein Exemplar von *Philopota* spec. aus Südbrasilien (Sta. Catharina) zum Vergleich vor.

Am nächsten liegt die Annahme, daß die Reduktion der Mundwerkzeuge bei der Gattung *Terphis* eher von Vorfahren mit einem noch verhältnismäßig kurzen und ursprünglich gebauten Rüssel, wie ihn *Prophilopota* zu besitzen scheint, als von Stammformen mit so stark verlängertem Rüssel, wie er für die (alle?) *Philopota*-Arten charakteristisch zu sein scheint, ausgegangen ist. Andererseits deutet aber die Verbreitung von *Terphis* in Südamerika und Afrika und das Fehlen von *Philopota* in Nordamerika (vgl. Abb. 4) auf ein verhältnismäßig hohes Alter der *Philopota-Terphis*-Gruppe hin. Es ist daher möglich, daß *Prophilopota,* falls sie zur Stammgruppe dieses Komplexes gehören sollte, einen überlebenden Seitenzweig darstellte, dessen Vorkommen zur Bernsteinzeit nicht ausschließt, daß die beiden Gattungen *Philopota* und *Terphis* damals ebenfalls schon existierten.

Prophilopota succinea **novum genus, nova spec.** (Abb. 4, 10—12, 15)

Holotypus: 1 Exemplar (? ♀) mit der Angabe „C. V. Henningsen 26-2-1965" in Universitetets Zoolog. Museum, København.

Der Kopf (Abb. 12, 15) des Holotypus ist teils durch weißliche Trübungen, teils durch eine Schmutzschicht, die ihn wie Kohlenstaub überzieht, verhüllt, so daß nicht alle Einzelheiten klar erkennbar sind. Auffällig ist der verhältnismäßig kurze Rüssel (Abb. 15). Ob dieser bei allen rezenten Arten der Gattung *Philopota* so lang ist wie bei der in Abb. 14 dargestellten südamerikanischen Art, ist mir unbekannt. Die (nicht sehr befriedigende) Abbildung, die Sack (1936) von der einzigen paläarktischen Art (*Philopota murina* Loew) gibt, zeigt eher Übereinstimmung des Rüssels mit der rezenten südamerikanischen Art als mit *Prophilopota succinea* aus dem Bernstein. Bei dieser

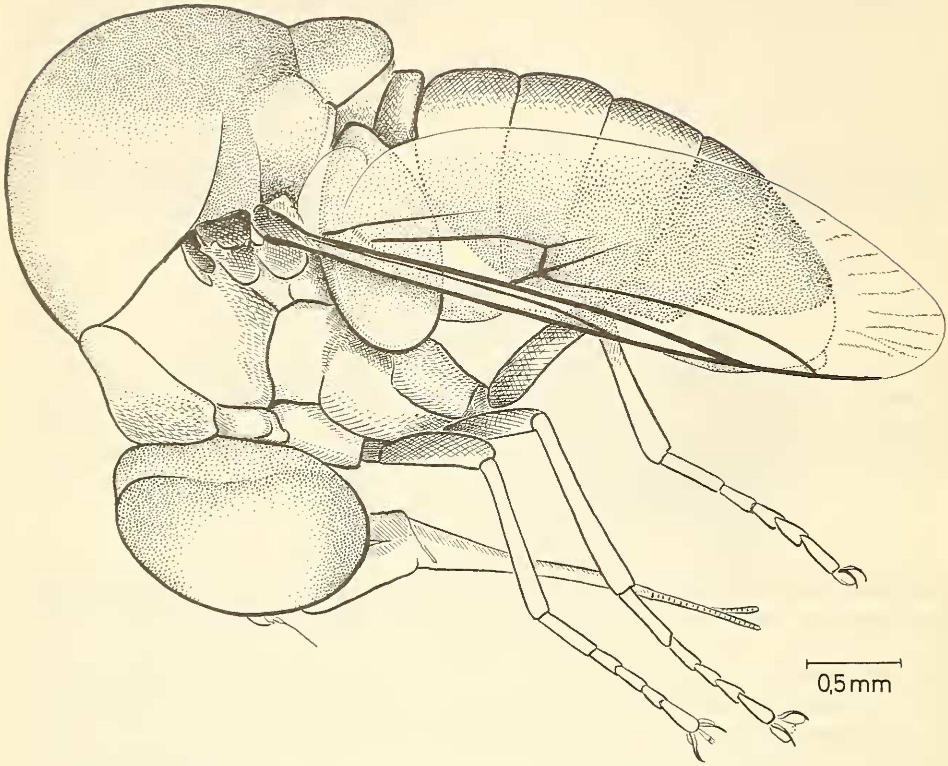


Abb. 11. *Prophilopota succinea* n. sp. Holotypus (Balt. Bernstein). Habitus.

sind kurze (rudimentäre) Palpen deutlich zu erkennen, während diese bei der mir vorliegenden südamerikanischen *Philopota*-Art zu fehlen scheinen. In der Literatur finde ich keine Angaben über das eventuelle Vorhandensein von Palpen bei der rezenten Gattung. Bei *Prophilopota* ist das Untergesicht (mit dem Clypeus) unter den Fühlern stark vorgewölbt; der Rüssel ist nach unten gerichtet. Bei *Philopota* spec. aus Südamerika ist das Untergesicht mit der Basis des Rüssels tief in die „Mundöffnung" versenkt; der Rüssel selbst ist nach hinten gerichtet. Wenn dieser Unterschied auch wahrscheinlich zum Teil zufallsbedingt ist, glaube ich doch, daß im Bau der Rüsselbasis tatsächlich reale Unterschiede bestehen. Darauf weist wahrscheinlich schon die Form des Kopfes hin. Dieser ist bei *Philopota* spec. aus Südamerika rundlich, während er bei *Prophilopota* deutlich höher ist als lang. Die Augen haben bei *Philopota* im Profil einen ausgesprochen vertikal-elliptischen Umriß. Leider ist der Hinterrand des Auges nicht deutlich, und auch die vom Hinterrande ausgehende Trennungslinie zwischen den oberen und unteren Facetten ist nicht klar zu erkennen. Die Abbildung Sack's von *Philopota murina* gibt kein klares Bild des Kopfes.

Wahrscheinlich stoßen auch bei *Prophilopota* die Augen wie bei den rezenten Arten in der Mittellinie der Stirn zusammen, doch ist das nicht klar zu erkennen. Über den Fühlern ist die Stirn, die hier die Augenränder trennt, bei *Philopota* spec. aus Südamerika ziemlich lang und hoch aufgewölbt. Diese Aufwölbung ist ausgiebig behaart; sie läuft vorn in einen die Fühler trennenden kurzen und spitzen nasenartigen Fortsatz aus. Bei *Prophilopota* ist die Aufwölbung der Stirn außerordentlich flach und klein.

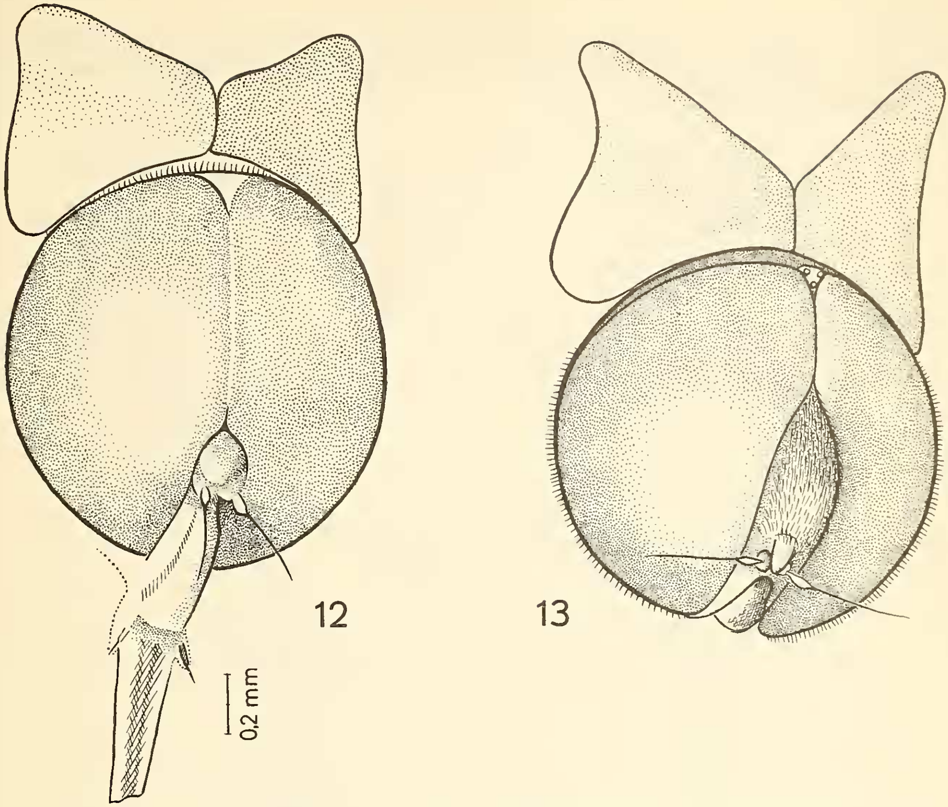


Abb. 12—13. Kopf von *Prophilopota succinea* n. sp. (12: Holotypus, Balt. Bernstein) und *Philopota* spec. (13: Südbrasilien).

Von einer Behaarung ist nichts zu erkennen. Leider ist sie, ebenso wie die Fühler, von weißlichen Trübungen verhüllt, so daß ihre Grenzen nicht deutlich in Erscheinung treten. Von *Ph. murina* gibt Sack (1936) nur an: „Die Stirn springt etwas vor ... Unter einem Vorsprung stehen die kleinen ... Fühler.“ Damit ist wenig anzufangen, aber vielleicht deuten die Angaben eher auf Übereinstimmung mit der mir vorliegenden südamerikanischen *Philopota*-Art als auf eine solche mit *Prophilopota* hin.

Die Behaarung der Augen ist auch bei *Prophilopota* unter den weißlichen Trübungen zu erkennen.

Außer den angegebenen Merkmalen des Kopfes, die formal als diagnostische Merkmale der Gattung *Prophilopota* gelten mögen, zeigt diese kaum Besonderheiten, die sie von den rezenten Gattungen unterscheiden.

„Artmerkmale“ von *succinea* angeben zu wollen, wäre reiner Formalismus. Die Prothorakallappen sind verhältnismäßig kurz und breit (Abb. 12), stoßen aber in einer ziemlich langen Mittellinie zusammen. In der Wölbung des Thorax sowie im Bau des Abdomens und der Beine sind keine Unterschiede gegenüber rezenten Arten festzustellen.

Im Flügel sind, ähnlich wie bei den rezenten Arten, die in Abb. 10 punktierten Teile des Geäders nur als Falten entwickelt, die nur bei bestimmter schräger Beleuchtung schattenhaft in Erscheinung treten. Ein besonderes Problem stellt die in Abb. 9 dargestellte *Philopota*-Art aus Südamerika, weil bei ihr die hintere Basalzelle zum Teil von wirklichen, kräftig sklerotisierten Adern umgrenzt ist. Es könnte scheinen, als sei diese Art in diesem Merkmal ursprünglicher als andere rezente *Philopota*-Arten (z. B. *aenea*, Abb. 8) und *Prophilopota* (Abb. 10). Ich halte es aber für möglich, daß die Skleroti-

sierung der Umrandung der hinteren Basalzelle bei der in Abb. 9 dargestellten rezenten neotropischen *Philopota*-Art eine sekundäre Erscheinung (Resklerotisierung) und damit ein abgeleitetes Merkmal ist.

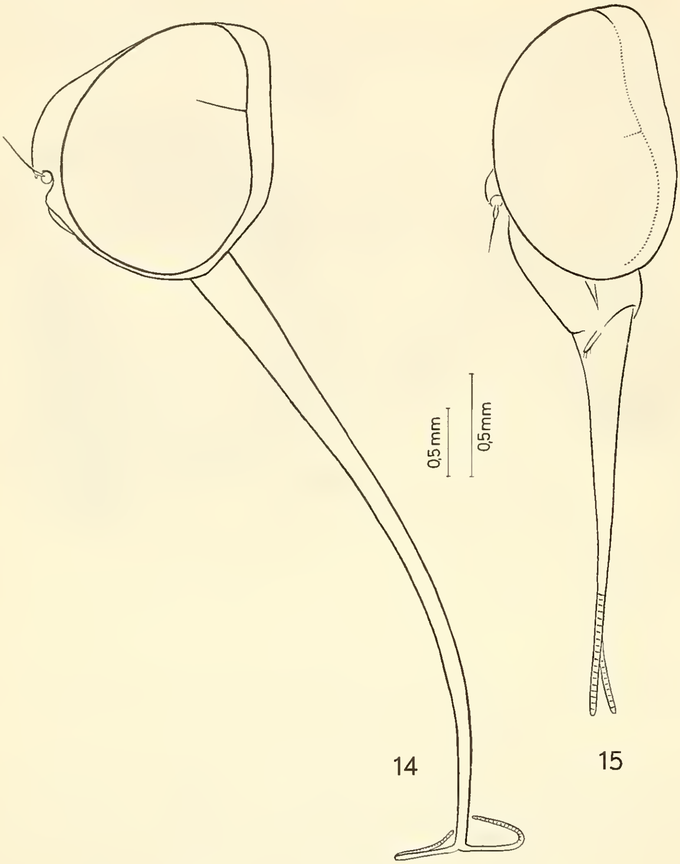
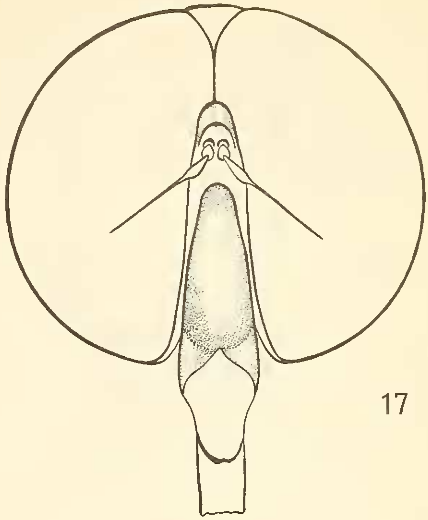


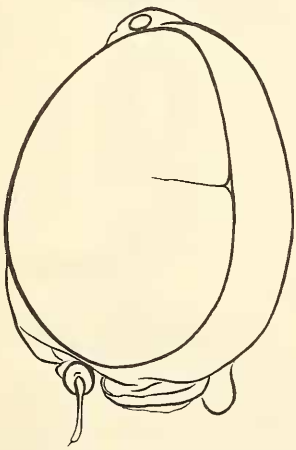
Abb. 14—15. Kopfprofil von *Philopota* spec.
(14: Südbrasilien) und *Prophilopota succinea* (15: Holotypus, Balt. Bernstein).

Die Färbung des Körpers ist beim Holotypus von *Prophilopota succinea* gleichmäßig schwarzgrau. Es läßt sich natürlich nicht entscheiden, ob das die natürliche Färbung der Art war. Sicher ist nur, daß alle Tibien und Tarsen durchscheinend hellgelb sind und daß sie zweifellos auch im Leben diese Färbung hatten. Die Schenkel sind dagegen schwarz, nur an den Spitzen gelblich aufgehellt.

Für die Acrocerinae können bisher keine abgeleiteten Grundplanmerkmale angegeben werden. Das gilt aber nur im Hinblick auf die Gattung *Psilodera,* die als einzige einen wohlausgebildeten Rüssel besitzt. Die Gesamtheit der übrigen Gattungen (11 von 12 Gattungen) zeichnet sich durch den stark reduzierten Rüssel aus. Sie kann auf Grund dieses abgeleiteten Merkmals wohl als monophyletische Gruppe angesehen werden (im folgenden: „Acrocerinae s. str.“). Zwar kommt Reduktion des Rüssels auch bei einzelnen Gattungen der beiden anderen Unterfamilien (Panopinae und Philopotinae) vor. Die Berücksichtigung anderer Merkmale zeigt aber, daß die Rückbildung hier unabhängig erfolgt ist. Für die Gattung *Psilodera* ist aber streng genommen bisher nicht bewiesen, daß sie mit den Acrocerinae s. str. am nächsten verwandt ist. Nach


16


17


18

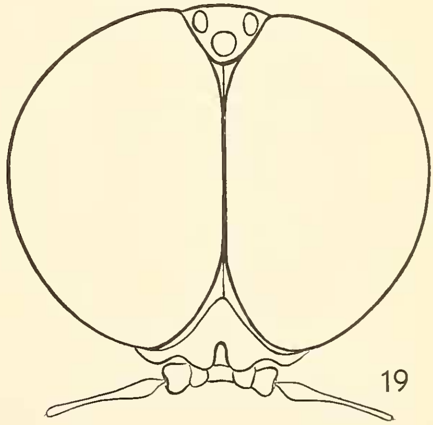

19

Abb. 16—19. Kopf (Profil und Frontalansicht) von *Psilodera* spec. (16, 17) und *Ogcodes zonatus* Erichson (18, 19).

den bisher angegebenen Merkmalen könnte sie ebensogut die Schwestergruppe der Acrocerinae s. str. allein wie diejenige der Acrocerinae s. str. + Philopotinae sein. Schlinger hat sich zwar mehrfach über die Beziehungen („relationships“) dieser und anderer Gruppen geäußert. Seine Ausführungen zeigen aber, daß er unter „relationships“ nicht die phylogenetische Verwandtschaft, sondern die morphologischen Ähnlichkeitsbeziehungen (overall similarity) versteht.

Bei den Acrocerinae s. str. lassen sich wahrscheinlich zwei engere monophyletische Teilgruppen unterscheiden. Sie zeichnen sich durch verschiedene abgeleitete Merkmale aus, deren Entstehung vermutlich mit der Reduktion des Rüssels zusammenhängt.

Als Zustand, von dem die divergierende Entwicklung beider Teilgruppen ausgegangen ist, muß wohl die Stellung der Fühler etwa in der Mitte des Kopfes angenommen werden. Unterhalb der Fühler sind die Augen getrennt. Hier liegt der wulstartig entwickelte Anteclypeus, an den der Rüssel anschließt. Dieser ursprüngliche Zustand

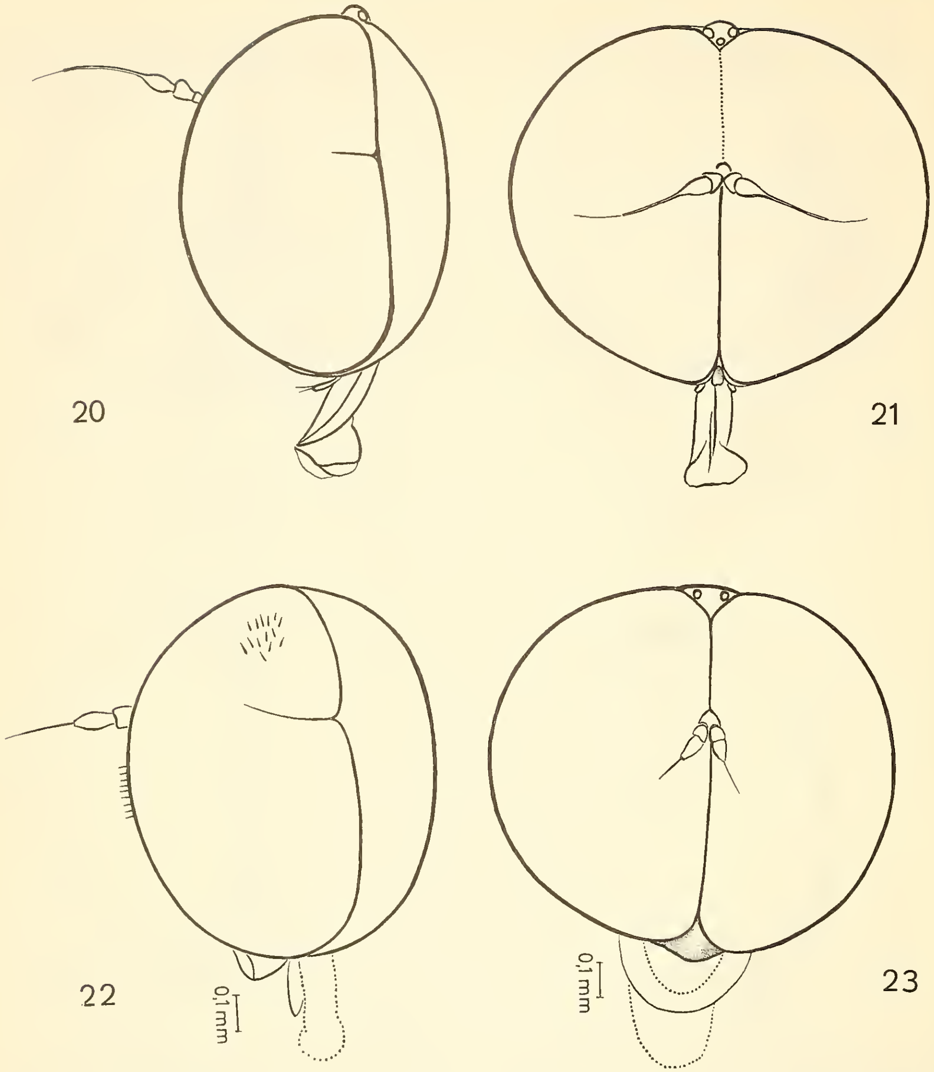


Abb. 20—23. Kopf (Profil und Frontalansicht) von *Holops cyaneus* Phil. (20, 21) und *Villalites electrica* n. sp. (22, 23: Holotypus, Balt. Bernstein).

(Abb. 16, 17) ist noch bei der Gattung *Psilodera* (10 Arten in Südafrika, 1 Art angeblich aus Indien beschrieben, vielleicht aber ebenfalls aus Südafrika stammend) erhalten, über deren Beziehungen zu den Acrocerinae s. str. soeben schon gesprochen wurde.

Bei der 1. Teilgruppe der Acrocerinae s. str. (*Ogcodes*-Gruppe mit den Gattungen *Sabroskya, Meruia, Thersitomyia* und *Ogcodes*) sind die Fühler nach unten verschoben (Abb. 18, 19). Sie stehen unmittelbar über dem Mundrande, und die Augen stoßen unterhalb der Fühler nicht zusammen. Offenbar wurde die Verschiebung der Fühler nach unten durch die Reduktion des Anteclypeus ermöglicht.

Bei der 2. Teilgruppe (*Villalus-Opsebius*-Gruppe) blieben die Fühler zunächst in der Mitte des Kopfes, aber die Augen stoßen auch unterhalb der Fühler zusammen

(Abb. 20, 21). Die Fühler sind also hier vollkommen von den Komplexaugen eingeschlossen. Dieser Zustand ist nur bei den rezenten Gattungen *Apsona* (1 Art in Neuseeland), *Holops* (3 Arten in Chile) und *Villalus* (1 Art in Chile) erhalten.

Bei einer weiteren Gattungsgruppe *(Cyrtus, Subcyrtus, Acrocera, Sphaerops*[1], *Opsebius)* sind die Fühler weit nach oben verschoben (Abb. 24, 25). Sie stehen hier unmittelbar vor dem Ozellenhöcker. Über ihnen stoßen die Komplexaugen nicht mehr zusammen. Es ist wohl sicher, daß dieser Zustand aus dem vorher beschriebenen *(Holops, Villalus)* hervorgegangen ist.

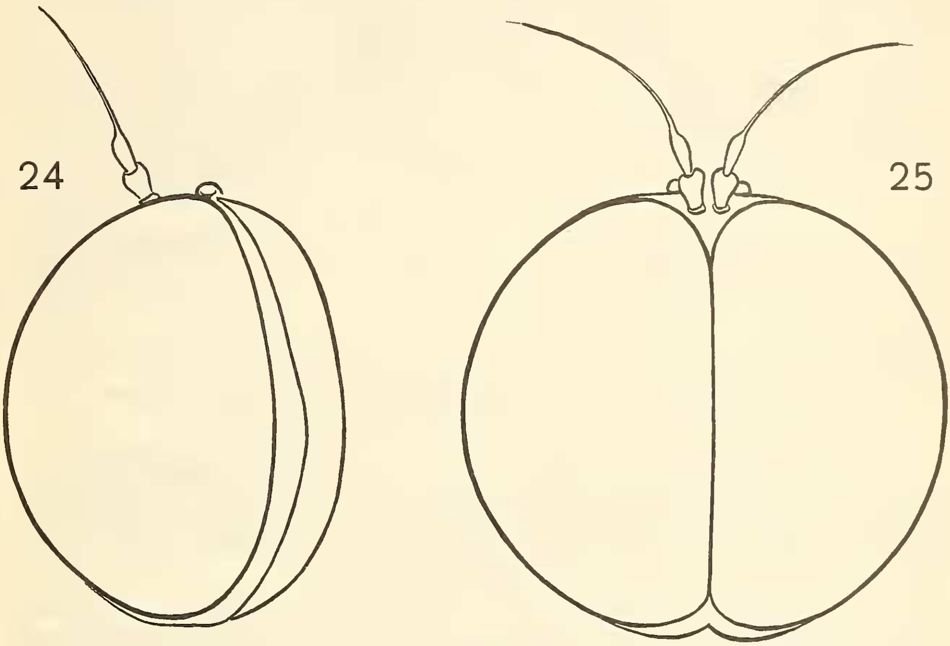


Abb. 24—25. Kopf (Profil und Frontalansicht) von *Opsebius diligens* O. S.

Man ist zunächst geneigt, auch diese Veränderungen des Ausgangszustandes (der wahrscheinlich bei *Psilodera* erhalten ist) mit einer Reduktion des Rüssels in Verbindung zu bringen, da fast alle Gattungen der *Villalus-Opsebius*-Gruppe einen reduzierten Rüssel besitzen. Aber *Apsona* hat einen langen Rüssel. Es wäre auch daran zu erinnern, daß bei der Gattung *Thyllis* (Unterfamilie Philopotinae, siehe oben S. 7), deren Augen unter den Fühlern zusammenstoßen wie bei der *Villalus-Opsebius*-Gruppe, ebenfalls ein langer Rüssel vorhanden ist. Es müssen also noch andere, bisher undurchsichtige Beziehungen im Spiele sein, und es wäre eine höchst reizvolle und wichtige Aufgabe, die verschiedenen Wege und Bedingungen, unter denen bei den Acroceridae eine Verlängerung oder eine Reduktion des Rüssels erfolgt, genau zu untersuchen.

Leider sind die Verwandtschaftsbeziehungen der neuseeländischen Gattung *Apsona* (1 Art: *muscaria* Westwood) bisher noch nicht geklärt. Paramonow (1955) hält sie für „possibly congeneric" oder jedenfalls nahe verwandt mit der nordamerikanischen Gattung *Eulonchus*, die zu den Panopinae gehört.
Aber Edwards schrieb schon 1930 (p. 196): „The nearest ally of *Holops* is perhaps *Apsona*, Westwood, of which only one species is known, this occuring in New Zealand. *Apsona* has been referred to the Panopinae, and has the venation almost exactly as

---

[1] Der Name *Sphaerops* Philippi 1865 ist übrigens durch *Sphaerops* Gray 1845 (Reptilia) praeokkupiert.

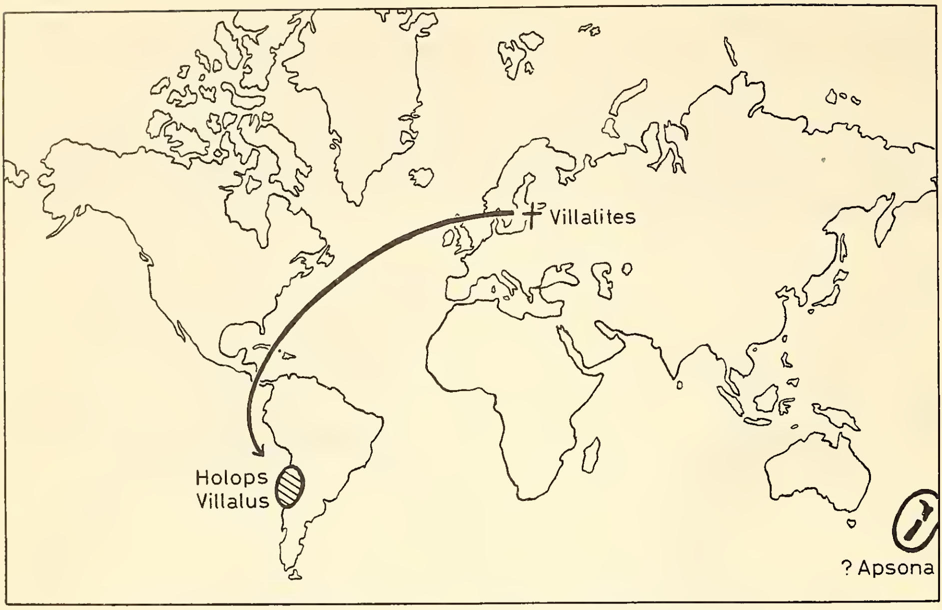


Abb. 26. Geographische Verbreitung der *Villalus*-Gruppe (Unterfamilie Acrocerinae). Fraglich ist die Zugehörigkeit der Gattung *Apsona* (Neuseeland) zu dieser Gruppe.

in *Lasia*, with R_5 curved upwards, but it has the apical half of the third antennal segment much more slender than the basal half, and thus shows an approach to the Oncodinae" (Oncodinae = Acrocerinae). Ich neige zu der Annahme, daß Edwards bei der Deutung von *Apsona* auf dem richtigen Wege war.

Bei der nachstehend aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Art *(Villalites electrica)* stehen die Fühler in der Mitte des Kopfes und sind rings von den über und unter ihnen zusammenstoßenden Komplexaugen umschlossen (Abb. 23). Sie stimmt also in dieser Beziehung mit *Apsona* (Neuseeland) und mit den beiden chilenischen Gattungen *Villalus* und *Holops* überein. Diese Übereinstimmung bedeutet aber zunächst noch nicht nähere Verwandtschaft, sondern besagt nur, daß es noch zur Bernsteinzeit in Europa Arten der Acrocerinae s. str. mit so ursprünglichen Merkmalen gegeben hat, wie sie heute nur noch bei Arten in Neuseeland und Chile vorkommen.

Villalites besitzt aber einige abgeleitete Merkmale, die es sehr wahrscheinlich machen, daß diese fossile Gattung tatsächlich mit der rezenten chilenischen Gattung *Villalus* am nächsten verwandt ist:

1. Offene Analzelle: cu_{1b} und 1 a getrennt mündend.

An sich ist die offene Anzalzelle bei den Brachycera zweifellos ein ursprüngliches Merkmal. Im Grundplan der Acroceridae aber ist die Analzelle geschlossen (Abb. 27, 30). Im Hinblick auf die Tatsache, daß die Gattung *Villalus* nach ihren sonstigen Merkmalen nur ein sehr untergeordneter Zweig am Stammbaum der Acroceridae sein kann, halte ich es für sehr unwahrscheinlich, daß die offene Analzelle bei dieser Gattung ein ursprüngliches Merkmal ist. Wahrscheinlich ist die getrennte Mündung von cu_{1b} und 1 a sekundär. Das muß auch für *Villalites* gelten.

Für diese Deutung spricht ein Exemplar von *Lasia aenea* Phil. im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart, bei dem m_3 und m_4 getrennt münden, die Flügelzelle M_3 infolgedessen offen ist (Abb. 32). Zum Grundplan der Acroceridae gehört eine geschlossene Zelle M_3 sicherlich ebenso wie eine geschlossene Analzelle. Mir ist nichts darüber bekannt, daß eine getrennte Mündung von m_3 und m_4 bei Acroceridae bisher jemals gefunden worden wäre. Auch bei *Lasia aenea* Phil. ist die Zelle M_3 normalerweise geschlossen (vgl. Fig. 202 bei Hennig 1954). Das Stuttgarter Exemplar beweist auf jeden Fall, daß sekundäre Öffnung von Flügelzellen bei den Acroceridae vorkommen kann.

2. m_3 fehlt.

Bei *Apsona* und *Holops*, den beiden einzigen anderen Gattungen, mit denen *Villalites* wegen der Stellung der Fühler inmitten der ringsum geschlossenen Komplexaugen verglichen werden kann, ist m_3 und damit eine geschlossene Zelle M_3 vorhanden, wie es auch dem Grundplan der Acroceridae entspricht (Abb. 30). Reduktion von m_3 kommt zwar auch bei den Gattungen mit nach oben verschobenen Fühlern (*Opsebius* u. a., Abb. 28) vor. Sie ist aber hier wahrscheinlich, wie die Berücksichtigung anderer Merkmale zeigt, unabhängig entstanden.

3. m_{1+2} nicht gegabelt.

Dieses für die rezente Gattung *Villalus* charakteristische Merkmal (Abb. 29) ist bei *Villalites* leider nicht erkennbar, weil beide Flügel unvollständig erhalten sind (Abb. 31).

Sollte sich später an einem besser erhaltenen Exemplar zeigen, daß m_{1+2} tatsächlich auch bei *Villalites* nicht gegabelt ist, dann wäre durch die drei hier aufgeführten Merkmale so gut wie sicher bewiesen, daß *Villalus* und *Villalites* zusammen eine engere monophyletische Gruppe bilden. Aber auch wenn m_{1+2} gegabelt sein sollte wie bei *Apsona, Holops, Opsebius* u. a., wäre diese Annahme nicht widerlegt. Das würde nur bedeuten, daß *Villalites* in d i e s e m Merkmal noch ursprünglicher ist als die rezente Gattung *Villalus*.

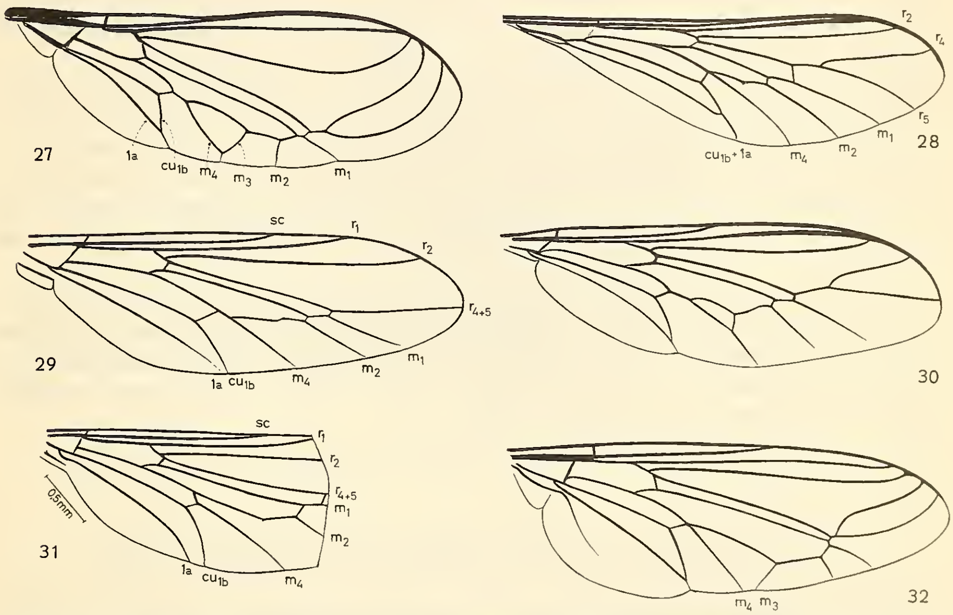


Abb. 27—32. Flügel von *Psilodera bipunctata* Wiedemann (27), *Opsebius diligens* O. S. (28), *Villalus chilensis* Cole (29; gezeichnet nach COLE 1938), *Holops cyaneus* Phil. (30), *Villalites electrica* n. sp. (31: Holotypus, Balt. Bernstein) und *Lasia aenea* Phil. (32; Exemplar mit getrennter Mündung von m_3 und m_4).

In verschiedenen Merkmalen (z. B. im Vorhandensein eines deutlichen, wenn auch kurzen Rüssels) unterscheidet sich *Villalites* von *Villalus*. Diese unterscheidenden Merkmale sind unten bei der Beschreibung von *Villalites electrica* angeführt, da es hier, für die Feststellung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen, nur auf den Nachweis übereinstimmender abgeleiteter Merkmale (Synapomorphie) ankam.

Die Feststellung, daß *Villalites electrica* zur 2. Teilgruppe (*Villalus-Opsebius*-Gruppe) der Acrocerinae s. str. gehört und in dieser Teilgruppe wahrscheinlich mit *Villalus* am nächsten verwandt ist, beweist, daß die Acrocerinae, ganz abgesehen von *Psilodera*, zur Bernsteinzeit bereits in mindestens zwei, wahrscheinlich aber mehr Teilgruppen aufgespalten waren, die noch rezente Vertreter besitzen.

Dieses Bild vom hohen Alter mehrerer Teilgruppen der Acrocerinae wird ergänzt und bestätigt durch die Untersuchung der geographischen Verbreitung. Nach SCHLINGER (1960) sind die ursprünglichsten Vertreter der „Gattung" *Ogcodes* in Neuseeland (*Protogcodes paramonovi* Schlinger und „*brunneus*-Gruppe" von *Ogcodes* s. str.) verbreitet. Das spricht dafür, daß die „Gattung" *Ogcodes* bereits in der Oberen Kreide existierte. Da es aber in der *Ogcodes*-Gruppe der Acrocerinae (siehe S. 14) noch ursprünglichere Gattungen gibt (z. B. *Sabroskya*), deren Ableitung von *Ogcodes* nicht möglich ist, können auch diese (einzeln oder als Gesamtstamm) nicht nach der Oberen Kreide entstanden sein. Auch die *Villalus-Opsebius*-Gruppe muß, als Schwestergruppe der *Ogcodes*-Gruppe, zu dieser Zeit schon existiert haben.

Daraus und aus der weiteren Tatsache, daß auch das Verbreitungsbild der anderen „Unterfamilien" (Panopinae, Philopotinae) für ein hohes Alter aller dieser Gruppen spricht, ergibt sich, daß mehrere Teilgruppen der Acroceridae, was ihr Alter anbetrifft, den ältesten Familien der Acalyptratae (z. B. Sciomyzidae, Helcomyzidae; siehe HENNIG 1965 c) entsprechen. Wollte man es also als eines der Ziele der Systematik ansehen, vergleichbare monophyletische Gruppen mit dem gleichen Range (Familien, Unterfamilien, Tribus) zu bezeichnen und wollte man zur Vergleichsgrundlage das Alter der genannten Acalyptraten-Gruppen wählen, dann müßte man bei den Acroceridae (die im ganzen dann mindestens als Überfamilie zu bezeichnen wären) mehrere Familien unterscheiden (vgl. dazu HENNIG 1965 b und 1965 c). Übrigens würde dagegen auch von dem Standpunkte aus, der die morphologische Divergenz bewertet wissen möchte, kaum viel einzuwenden sein; denn es dürfte sehr schwer werden, zu beweisen, daß die Unterschiede zwischen den „Familien" der Acalyptratae größer sind als die zwischen den heutigen „Unterfamilien" oder sogar Gattungsgruppen der Acroceridae.

Da zu den Acroceridae (soweit bekannt) nur etwa 350 rezente Arten gehören, dürfte es, bei dem hohen Alter vieler Teilgruppen, zur Bernsteinzeit kaum eine Art gegeben haben, aus der mehr als 100 rezente Arten hervorgegangen sind. Wahrscheinlich ist die Durchschnittszahl der rezenten Arten, die auf eine Art der Bernsteinzeit zurückgeführt werden müssen, viel geringer.

Villalites electrica **novum genus, nova spec.** (Subfam. Acrocerinae) (Abb. 22, 23, 31, 33, 34)

Holotypus: 1 ♂ (?) Nr. 19115, Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt am Main.

Die für die Beurteilung der systematischen Stellung wichtigen Merkmale sind bereits oben angeführt worden. Hier sollen vor allem noch einige Merkmale genannt werden, in denen sich das vorliegende Exemplar von der offenbar nächstverwandten rezenten Gattung *Villalus* Cole unterscheidet:

Kopf im ganzen anscheinend wie bei *Villalus*. Das gilt im besonderen auch für die sehr kurze, aber dichte Behaarung der Augen. Leider ist die Region des Rüssels nicht deutlich zu erkennen. *Villalus* hat nach COLE keinen Rüssel. Es scheint aber, daß bei *Villalites* der Rüssel etwa die gleiche Länge besessen hat wie bei *Holops*. Die Fühler sind offenbar denen von *Villalus* sehr ähnlich und zeigen auch bei *Villalites* eine deutliche rotbraune Färbung. Das 1. Glied ist bei beiden Gattungen übereinstimmend sehr klein und ohne genaue Untersuchung nicht zu erkennen. Unterschiede zeigt anscheinend das 3. Glied. Bei *Villalus* ist dieses nach COLE, vermutlich ähnlich wie bei *Holops*, in einen schlanken Stylus ausgezogen, der am Ende leicht verbreitert ist und hier eine mikroskopisch kleine Borste trägt. Bei *Villalites* (Abb. 34 A) ist das 3. Fühlerglied nicht in einen Stylus ausgezogen. Es trägt am Ende eine im Vergleich zur Länge der Fühler recht lange, aber sehr feine Borste, die anscheinend der bei *Villalus* am Ende des Griffelfortsatzes stehenden Borste entspricht. Da *Villalus* im Bau der Fühler weit-

gehend mit *Holops* übereinstimmt, ist die Fühlerbildung bei *Villalites* wahrscheinlich als abgeleitet zu betrachten. Das Ozellendreieck ist sehr klein, flach und nicht als Höcker entwickelt. Nur 2 Ozellen sind zu erkennen. Der vordere, unpaare, der bei *Villalus* noch vorhanden ist, ist bei *Villalites* anscheinend reduziert.

Thorax im ganzen mit wenig auffälliger Behaarung. Nur die Mesopleura ist länger behaart. Thorax und Scutellum ganz schwarz. Die Halteren haben dieselbe rotbräunliche Behaarung wie die Fühler. Die Prothorakallappen (Humeralschwellungen) sind nach Cole bei *Villalus* ziemlich groß, aber breit getrennt. Bei *Villalites* ist der Zwischenraum, der sie trennt, kaum breiter als das Ozellendreieck.

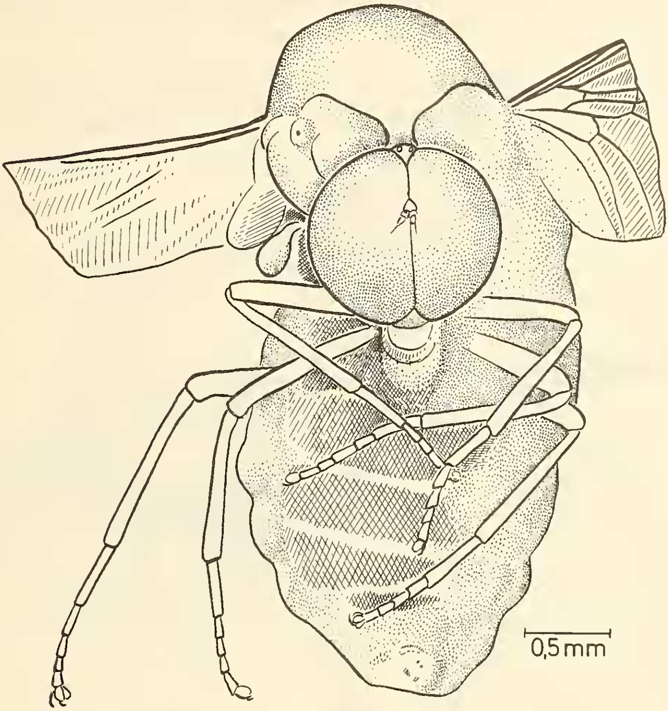


Abb. 33. *Villalites electrica* n. sp. Holotypus, Balt. Bernstein. Habitus, von vorn.

Bei dem einzigen vorliegenden Exemplar ist der Distalabschnitt beider Flügel abgeschliffen. Daher läßt sich leider nicht feststellen, ob r_{4+5} gegabelt (wie z. B. bei *Holops*) oder einfach war wie bei *Villalus*. In den übrigen Merkmalen des Geäders aber weicht *Villalites* nur wenig von *Villalus* ab. Die m_3 fehlt bei beiden Gattungen: die Zelle M_3 ist also nicht von M_2 getrennt. Bei *Villalites* ist von m_3 nur ein sehr kurzer, kaum erkennbarer Stumpf vorhanden. Die m-cu-Querader (tb nach der von mir 1954 verwendeten Terminologie) verbindet bei *Villalus* die cu_{1b} mit dem Unterrand der Diskoidalzelle wie z. B. auch bei *Holops*. Bei *Villalites* dagegen (Abb. 31) verbindet sie cu_{1b} mit dem von der Diskoidalzelle freien Teil der m_4. Die Analzelle ist bei *Villalites* wie bei *Villalus* offen. Während aber die Analader (1 a) bei *Villalus* nach Cole den Flügelrand nicht ganz erreicht, ist sie bei *Villalites* bis zum Rande als deutliche Ader entwickelt. Anscheinend ist die Analzelle am Ende bei *Villalites* etwas weniger verengt als bei *Villalus*. Eine Alula ist bei *Villalites* nicht zu erkennen. Über *Villalus* schreibt Cole: "Alula not projecting." Bei *Villalus* ist die Membran der vorderen Flügelzellen ziemlich dicht mit sehr feinen, kurzen, bräunlichen Haaren besetzt. Davon

ist bei *Villalites* nichts zu erkennen. Das Thorakalschüppchen trägt, anscheinend wie bei *Villalus* kurze Haare. Das Abdomen weicht anscheinend nicht von dem von *Villalus, Holops* und anderen Gattungen ab.

Beine hell gelblich.

Körperlänge etwa 4,5 mm.

In einigen Merkmalen (Fehlen der Flügelbehaarung, voll entwickelte Analader?) ist *Villalites* anscheinend ursprünglicher als *Villalus,* in anderen (Bau der Fühler, Lage der m-cu-Querader?, Fehlen des vorderen Ozellus?) dürfte sie etwas stärker abgeleitet sein. *Villalites electrica* dürfte daher ausgestorben sein ohne Nachkommen zu hinterlassen und nicht als Stammart der rezenten *Villalus chilensis* Cole anzusehen sein.

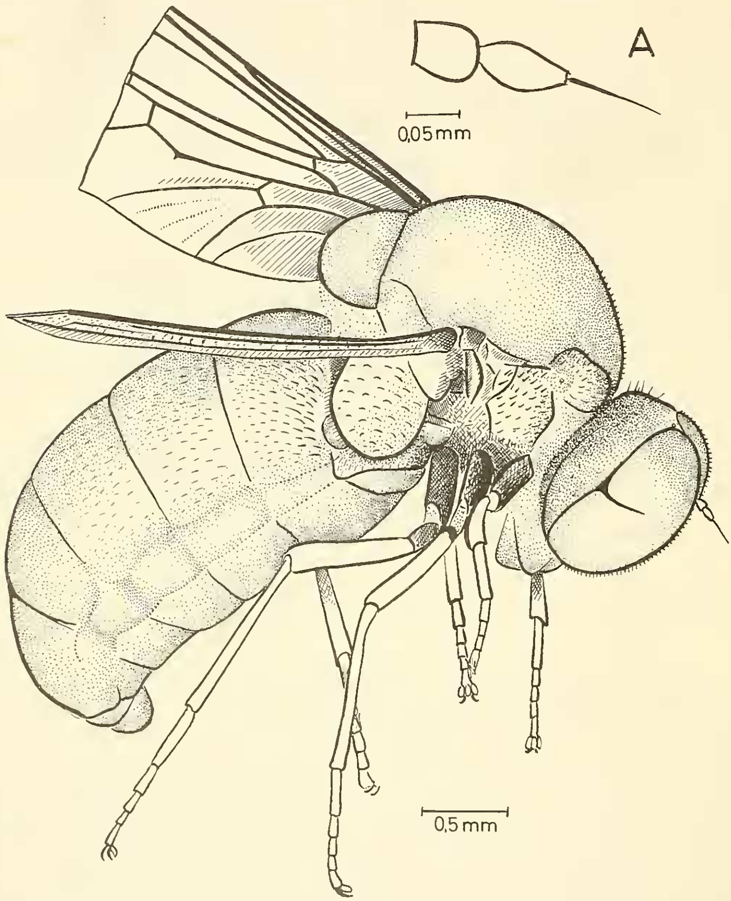


Abb. 34. *Villalites electrica* n. sp. Holotypus, Balt. Bernstein.
Habitus, von der Seite. In Teilabbildung A ist der Fühler stärker vergrößert gezeichnet.

Alle rezenten Acroceridae, über deren Lebensweise etwas bekannt ist, sind Spinnenparasiten. Ohne Zweifel galt das auch für *Eulonchiella eocenica* und *Villalites electrica.* Leider ist gerade über die Wirte der mit *Eulonchiella* und *Villalites* am nächsten verwandten rezenten Gattungen gar nichts bekannt. Sonst wäre es vielleicht möglich, Schlüsse auf die mutmaßlichen Wirte der fossilen Formen zu ziehen, da die Spinnen des Bernsteins durch die Arbeiten PETRUNKEWITSCH's gut bekannt sind.

Literaturverzeichnis

COLE, F. R.: A new Genus of Cyrtidae from South America. — Ent. News 29, p. 61—64, 1918.

CRAMPTON, G. C.: The Diptera or true flies of Connecticut. Fasc. 1: External Morphology. — Bull. State Geol. Nat. Hist. Survey Connecticut 64, p. I—X und p. 1—174, 1942.

EDWARDS, F. W.: Bombyliidae, Nemestrinidae and Cyrtidae. — Dipt. Patag. South Chile 5, p. 162—197, 1930.

HENDEL, Fr.: Diptera = Fliegen in KÜKENTHAL-KRUMMBACH, Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, 1936—1937.

HENNIG, W.: Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Ent. 4, p. 245—388, 1954.

— Phylogenetic Systematics. — Ann. Rev. Ent. 10, p. 97—116, 1965 a.

— Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 141, p. 1—99, 1965 b.

— Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 145, p. 1—215, 1965 c.

HULL, F. M.: A revisional study of the fossil Syrphidae. — Bull. Mus. Comp. Zool. 95, p. 215—355, 1945.

MEUNIER, F.: Sur un Cyrtidae de l'ambre de la Baltique. — Bull. Soc. ent. France (1910), p. 177—179, 1910.

— Coup d'oeil rétrospectif sur les Diptères du succin de la Baltique. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles 36, Mém., p. 160—186, 1912.

PARAMONOW, S. J.: New Zealand Cyrtidae and the Problem of the Pacific Island Fauna. — Pacific Science 9, p. 16—25, 1955.

ROHDENDORF, B. B.: Mesozoische Dipteren aus Kara-tau I. Brachycera und einige Nematocera. — Trudy paleontol. Inst. (Akad. Nauk SSSR) 7, p. 29—67, 1938.

— Ordnung Diptera in: Osnowy Paleontologii 9 (Myriopoda, Insecta, Chelicerata), p. 307—344, Moskau 1962.

— Istoritscheskoje razwitie dwukrylych nasjekomych. — Trudy paleontolog. Inst. (Akad. Nauk SSSR) 100, p. 1—311, 1964.

SACK, P.: Cyrtidae (Acroceridae) in E. LINDNER, die Fliegen der paläarktischen Region IV. 1. Stuttgart 1936.

SCHLINGER, E. J.: A Revision of the genus *Ogcodes* Latreille with particular reference to species of the western hemisphere. — Proc. U. S. Nat. Mus. 111, p. 227—336, 1960.

— A Review of South African Acroceridae. — Ann. Natal Mus. 14, p. 459—504, 1960.

— A Review of the Acroceridae of Madagascar. — Mém. Inst. scient. Madagascar (E) 12, p. 257—267, 1961.

SCUDDER, S. H.: The Tertiary Insects of North America. — Rep. U. S. Geol. Surv. XIII, 734 pp., 1890.

Anschrift des Verfassers:
Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3